Труды Зоологического института РАН
Том 315, № 1, 2011, с. 53–62

УДК 595.792:595.798

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТОИДА *LATIBULUS ARGIOLUS* (ROSSI) (HYMENOPTERA: ICHNEUMONIDAE) С РЕСОЦИАЛЬНОЙ ОСОЙ-ХОЗЯИНОМ *POLISTES NIMPHA* (CHRIST) (HYMENOPTERA: VESPIDAE)

Л.Ю. Русина

Херсонский государственный университет, ул. 40 лет Октября, 27, 37000 Херсон, Украина; e-mail: lirusina@yandex.ru

РЕЗЮМЕ

Наблюдения показали, что в условиях Провальской степи Луганского природного заповедника самки паразитоида *Latibulus argiolus* 1-й генерации проявляют поведенческую реакцию на распределение хозяина – ресоциальной осы *Polistes nimpha*. Самки *L. argiolus* концентрируют свою поисковую активность на участках с высокой плотностью семей хозяина, распределяясь в зависимости от размеров гнезд. Наблюдаемая в природе зависимая от плотности поведенческая реакция паразитоидов обусловлена в первую очередь действием агрегативного компонента, поскольку при росте численности паразитоидов они приступают к заражению хозяина в более ранние сроки, подчас до выхода рабочих.

Ключевые слова: общественные осы, паразитоиды, Ichneumonidae, *Latibulus argiolus*, Hymenoptera, *Polistes nimpha*, Vespidae

SPATIAL AND TEMPORAL ASPECTS OF THE RELATIONSHIP BETWEEN *LATIBULUS ARGIOLUS* (ROSSI) (HYMENOPTERA: ICHNEUMONIDAE) PARASITOID AND THE RESOCIAL HOST WASP *POLISTES NIMPHA* (CHRIST) (HYMENOPTERA: VESPIDAE)

L.Yu. Rusina

Kherson State University, 40 let Oktyabrya Str., 27, 37000 Kherson, Ukraine; e-mail: lirusina@yandex.ru

ABSTRACT

The observations have shown that under the conditions of the Proval‘skaya steppe of the Lugansk nature reserve females of the first generation of parasitoid *Latibulus argiolus* display a behavioral response to the distribution of the host, the resocial wasp *Polistes nimpha*. *L. argiolus* females concentrate their searching activity on the sites with a high host colony density, and their distribution depends on the nest size. When the parasitoid number increases, they start parasitizing the host earlier, sometimes even before worker emergence. The density-dependent behavioral response observed in the nature is conditioned in the first place by the influence of the numerical response component since when the parasitoid number increases, they start parasitizing the host earlier, sometimes even before worker emergence.

Key words: social wasps, insect parasitoids, Ichneumonidae, *Latibulus argiolus*, Hymenoptera, *Polistes nimpha*, Vespidae

ВВЕДЕНИЕ

Роль паразитоидов как стабилизирующего фактора в динамике численности одиночных насекомых в значительной мере определяется их способностью обнаруживать отдельные скопления хозяев и проявлять функциональную и численную реакции (Викторов 1975, 1976; Хорхордин 1975, 1977; Гурьянова 1984; Hassell and May 1974; Morrison and Strong 1981; Hassell 2000; May and McLean 2007). Существенный интерес в связи с этим представляет изучение реакций паразитоидов общественных насекомых на пространственно-временной аспект распределения хозяев, в частности ресоциальных ос-полистин (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae). Как известно, функциональная реакция паразитоида на рост плотности популяции хозяина выражается в увеличении числа хозяев, зараженных отдельной особью паразита (Solomon 1964); когда хозяин – общественное насекомое (в данном случае – ресоциальная оса), эта реакция может включать увеличение как числа зараженного расплода в гнезде, так и числа зараженных семей. Функциональная реакция создает предпосылки для внутри- и межгенерационной численных реакций (Hassell 1966). Первая форма численной реакции приводит к скоплению паразитоидов в местах скученности жертв, а вторая – к увеличению количества паразитоидов вслед за ростом плотности популяции хозяев в последующих поколениях.

Несмотря на методические сложности в разграничении разных компонентов поведенческой реакции паразитоидов в природных условиях, регуляторное значение численной и функциональной реакций показано в лабораторных и природных экспериментах на одиночных насекомых и не вызывает сомнений (Хорхордин 1975; Гурьянова 1978; Ruberson et al. 1991).

Проявление этих реакций для паразитоидов общественных ос имеет специфику, связанную, с одной стороны, с сезонным развитием семьи хозяина и увеличением числа пригодных для заражения личинок, а с другой, ограничение воздействия паразитоидов определяется разными проявлениями защитного поведения у ос-хозяев (Strassmann 1981; Lutz et al. 1984; Makino 1989; Makino and Sayama 1994; Русина 2008).

Анализ литературных данных (Strassmann 1981; Keeping and Crewe 1983) и нашего материала (Русина 2008, 2009, 2010а, 2010б), показал, что число (доля) зараженных личинок положительно коррелирует с размерами семьи. Отмеченный выбор наиболее крупных семей хозяина самками паразитоидов можно рассматривать как проявление поведенческой реакции на плотность пищевого пятна (число личинок в гнезде, пригодных для заражения). Такая реакция обнаружена у паразитоидов *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera: Ichneumonidae) как 1-й, так и 2-й генерации в семьях осы *Polistes dominula* (Christ) (Русина 2010а). Кроме того, при увеличении плотности гнездования этого вида-хозяина в укрытиях, где расстояние между соседними гнездами оказывается подчас в десятки раз меньшим, чем при гнездовании на растениях, показано увеличение доли как зараженных семей, так и зараженного расплода (Русина 2008). Последнее может служить показателем усиления деятельности паразитоидов в местах скопления гнезд (Русина 2010а). В дальнейших исследованиях взаимоотношений двух видов паразитоидов с *P. dominula,* гнездящейся на растениях на территории Черноморского биосферного заповедника, показано, что увеличение числа и процента зараженных особей хозяина в исследуемом диапазоне роста плотностей проявляет только хальцида *Elasmus schmitti* Ruschka (Hymenoptera: Eulophidae) (Gumovsky et al. 2007). Для ихневмонида *L. argiolus* также показано, что в местах наибольшей плотности популяции хозяина самки паразитоида откладывают больше яиц (Русина 2009), однако это не приводит к регуляции численности хозяина. Регуляция имеет место, если отмечается положительная корреляция доли зараженных хозяев с их плотностью (Викторов 1976; Hassell 2000). Обычно регуляция наблюдается при минимальных значениях плотности популяции хозяина (Викторов 1976; Гурьянова 1978).

Таким образом, при изучении реакций паразитоида на распределение общественных ос возникает необходимость в оценке структуры поселения осы-хозяина (типы гнезд и семей), анализе пространственно-временного распределения трофических (для паразитоида) пятен и выяснении механизмов регуляции паразитоидом продуктивности семей. Этим вопросам и посвящено наше исследование взаимоотношений ихневмонида *L. argiolus* с осой *P. nimpha* (Christ) в Луганском природном заповеднике.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Поведенческие реакции природной популяции паразитоидов в условиях свободного выбора семей хозяина при их естественном распределении были проанализированы нами по данным, собранным на степных участках отделения Провальская степь Луганского природного заповедника (ЛПР) (48°8´с.ш., 39°49´ в.д.) в июне–июле 2007–2009 гг.

Для *P. nimpha* характерен годичный цикл развития. Перезимовавшие осемененные самки-основательницы весной закладывают гнездо и выращивают первое поколение рабочих особей. Семья, развиваясь, переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц). Распад семьи и спаривание происходит в конце лета и осенью. Зимуют будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают.

Анализ типа пространственного распределения 243 семей, гнездившихся на карагане *Caragana frutex* (L.) C. Koch, миндале *Amygdalus nana* L. и шиповнике *Rosa* sp., включал подсчет коэффициента агрегации R (index of spacing, Clark and Evans 1954) и скученности *m* (mean crowding, Lloid 1967).

Коэффициент агрегации рассчитывали по формуле $R = r_A/r_{E;}$ где r_A – эмпирическое среднее значение ближайших расстояний от одного гнезда к другому (в м); r_E – теоретическое среднее значение, высчитывается как $1/2\sqrt{q}$; при этом q – плотность гнездования, т.е. наблюдаемое общее число гнезд, деленное на общую площадь. Таким образом, $R = 2\ r_A\sqrt{q}$. При этом исходили из того, что коэффициент агрегации R равный единице служит свидетельством случайного распределения гнезд. Его значения, близкие к нулю, отражают тенденции к агрегированному распределению, а значения, близкие к 2.5, свидетельствуют о равномерном характере распределения (Clark and Evans 1954).

Скученность оценивали по методу Ллойда (Lloid 1967) на площадках 5 × 5; 10 × 10; 15 × 15 и 30 × 30 м.

Демографический анализ семьи и картирование гнезда. Ежегодно проводили описание структуры поселения. При этом регистрировали состав каждой семьи (присутствие самки-основательницы, подсчет рабочих и самцов и индивидуальное мечение всего имагинального населения семьи) и картировали гнездо (Русина 2006). На трафарет из шестиугольников наносили контур гнезда и отмечали расположение в ячеях разных категорий расплода (яиц, личинок I–V возрастов и куколок), а также следы пребывания паразитоидов, личинки которых съедают куколку хозяина. Присутствие *L. argiolus* определяли по наличию по краям ячеи овально скошенных остатков линочной кутикулы светло-желтого или светло-оранжевого цвета (Makino 1983); в некоторых ячейках также мог находиться кокон паразитоида. Определяли, в какой период развития семьи происходило заражение расплода: **1** – 1-ая генерация паразитоида заражает семью до выхода рабочих; пораженными оказываются личинки, из которых должны были развиться первые рабочие; **2** – 1-ая генерация заражает личинок вскоре после выхода рабочих; т.е. личинок, из которых должны были развиться более поздние рабочие.

Статистические методы. Сравнение частот вариантов гнезд и семей в разные годы проводили с помощью критерия χ^2. Связь числа и доли зараженного расплода семьи (число ячей с паразитоидами от общего числа ячей в гнезде, %) с ее пространственными параметрами (расстоянием к ближайшему соседу и скученностью) оценивали с помощью теста корреляции Спирмена. Для сравнения двух независимых выборок семей (зараженных и незараженных) использовали критерий Стьюдента (в случае нормального распределения признаков) или Манна–Уитни (в случае ненормального распределения признаков). Множественное сравнение выборок семей: **1** – сильно зараженных (в гнездах 5 и более % ячей с *L. argiolus*); **2** – слабо зараженных (гнезда с зараженностью до 5%); **3** – незараженных – проводили по критерию Крускала–Уоллиса и Данна (Гланц 1999).

Полученные результаты были статистически обработаны с помощью программы Statistica, v. 6.0 (Statsoft Inc, USA 1984–2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В условиях Провальской степи ЛПР заражение семей хозяина имаго 1-й генерации паразитоида происходит, по-видимому, в конце мая – первой декаде июня. Об этом косвенно свидетельствуют гнездовые карты семей, собранных в более поздние сроки (с середины июня–июле), когда уже видны ячейки, содержащие зараженный расплод.

Типы семей в поселениях в период развития в гнездах 1-й генерации *Latibulus argiolus*

На этой стадии сезонного развития в поселениях *P. nimpha* встречаются следующие основные категории семей, выделяемые по специфике гнезда (первичное или вторичное), характеру зараженности паразитоидами *L. argiolus* и срокам начала гнездования, а также длительности выживания самки-основательницы в составе семьи (Рис. 1).

1. Семья на первичном гнезде. Более 87% семей в поселении**.** Семьи этой категории проходят цикл развития частично или полностью. Размеры гнезд разнообразны и зависят от сроков начала гнездования, репродуктивной активности самок-основательниц, а также от характера заражения семьи паразитоидами.

1.1 *Успешная семья*. К этой категории относятся семьи, сохраняющие самок-основательниц. Семьи этой категории имеют на данном этапе сезонного развития самые крупные гнезда в популяции; в них, как правило, в конце цикла выращиваются и самцы, и будущие основательницы.

1.1.1 *Семья заражена паразитоидами до выхода рабочих*. Эти семьи основаны относительно рано и достаточно долго сохраняют самку-основательницу. Заражение происходит на ранних этапах жизненного цикла. Паразитоиды локализуются в центральных ячеях и поражают личинок, которые должны были дать первую когорту рабочих. Гнезда маленьких размеров – 30–50 ячей. Зараженность семьи может достигать 27%.

1.1.2. *Семья заражена паразитоидами после выхода рабочих*. Эти семьи также продолжительное время сохраняют основательницу, однако, поскольку заражение происходит на более поздних этапах жизненного цикла, гнезда достигают более крупных размеров – 60–210 ячей. Паразитоиды локализуются в периферических ячеях и поражают личинок, которые должны были дать последующую когорту рабочих.

1.1.3. *Незараженная семья*. Семьи этой категории разнообразны по размерам. При низком уровне зараженности поселения (число зараженных семей, %) среди незараженных семей отмечаются крупные гнезда, при высоком – эта категория представлена небольшими по размерам семьями поздно загнездившихся самок.

1.2. *Сиротская семья*. Семья утрачивает самку-основательницу незадолго до выхода рабочих или

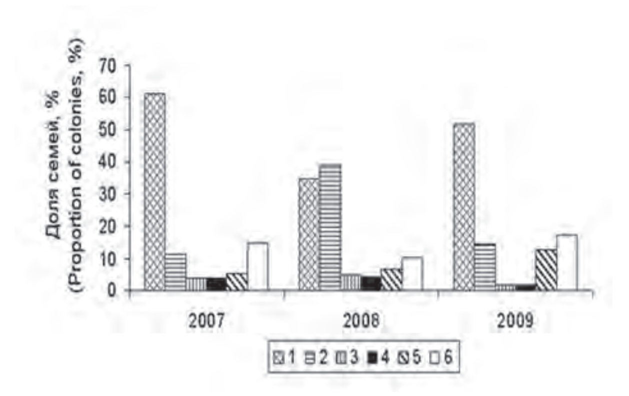


Рис. 1. Доля семей и гнезд (в %) в поселениях *P. nimpha* 2007–2009 гг. на степных участках отделения Провальская степь Луганского природного заповедника.

Типы семей: 1) зараженная; 2) успешная незараженная; 3) сиротская; 4) узурпированная чужой самкой; 5) семья на вторичном гнезде; 6) брошенное гнездо.

Fig. 1. The proportion of colonies and nests (in %) in 2007–2009 *P. nimpha* populations on the steppe sites of the Proval'skaya steppe division of the Lugansk nature reserve.

Colony types: 1) parasitized; 2) successful non-parasitized; 3) orphan; 4) usurped by an alien foundress; 5) colony on the secondary nest; 6) abandoned nest.

сразу после их появления. Гнездо небольшого размера. Семья продолжает функционировать благодаря рабочим. Семьи этой категории могут быть заражены паразитоидами, причем зараженный расплод располагается как по периферии, так и в центре гнезда.

1.3. *Узурпированная семья*. Семья с самкой-основательницей и рабочими. В гнезде много пустых ячей; среди расплода преобладают личинки старшего возраста и куколки, что расценивается как косвенный признак захвата семьи чужой самкой (Русина 2006).

1.4. *Брошенное гнездо*. Маленькое гнездо, менее 50 ячей, без признаков повреждения. Гибель расплода и семьи происходит в результате исчезновения самки-основательницы (преимущественно во время фуражировки) до выхода рабочих. Семьи этой категории гнезд также бывают заражены паразитоидами.

1.5. *Разоренное гнездо*. К разоренным относили гнезда, поврежденные в разной степени и практически полностью разрушенные: а) стихийными факторами (ливни, паводки); б) хищниками; в) антропогенными воздействиями (сенокошение, вытаптывание скотом и пожары). В некоторых случаях причину гибели семьи удается доподлин-

но установить, в других о ней можно судить по косвенным признакам. Так, шершень *Vespa crabro* (L.) (Hymenoptera: Vespidae), выедая часть расплода, оставляет поврежденные ячейки в гнезде, а при нападении муравьев гнездо остается нетронутым, но полностью разграбленным. Гнезда исчезают после нападения птиц и млекопитающих: сорокопутов, жулана обыкновенного *Lanius collurio* L. и сорокопута чернолобого *L. minor* L. (Passeriformes: Laniidae) и барсука *Meles meles* (L.) (Carnivora: Mustelidae). Остатки гнезда и расплода могут находиться неподалеку. В некоторых поврежденных семьях отмечали следы пребывания паразитоидов.

2. Семья на вторичном гнезде. После разрушения или повреждения гнезда хищниками самки-основательницы в одиночку (до выхода рабочих) или вместе с рабочими основывают новое гнездо. Заражения расплода паразитоидами в этой категории гнезд не наблюдали.

В разные годы поселения ос различались по своей структуре – $\chi^2 = 33.48$; df = 10; $p < 0.001$ (Рис. 1). Статистически значимые различия выявлены между выборками 2007 и 2009 гг., с одной стороны, и 2008 г., с другой ($\chi^2 = 16.46$; df = 5; $p < 0.01$ и $\chi^2 = 23.38$; df = 5; $p < 0.001$ по годам соответственно). В целом в 2007–2009 гг. *L. argiolus* был обнаружен в 53.9% семей (131 из 243). В 2008 г. доля зараженных семей была заметно снижена (38.7%, 41 из 106) по сравнению с 2007 г. (71.7%, 33 из 46). В 2009 г. этот показатель снова возрос до 62.6% (57 из 91). В годы относительно высокой численности осы *P. nimpha* (2007 и 2009 гг.) отмечено повышение доли брошенных гнезд. Кроме того, доля перезаложенных семей возрастала к концу июля (выборка последней декады июля 2009 г.), что связано с повышением активности хищников в последней декаде июля.

Регуляторная роль 1-й генерации *Latibulus argiolus* в разные годы

При изучении реакций паразитоида на распределение семей хозяина возникает необходимость оценки численности и активности как первого, так и второго. Поскольку определение численности самок паразитоида в природе крайне затруднено, в качестве показателя относительной их численности использовалась доля зараженных семей в поселении (далее зараженность поселения). Этот способ не позволяет учесть абсолютного числа самок паразитоида, а также определить характер их реакции (функциональная, численная или комбинированная), но все же дает возможность оценить некоторые особенности деятельности паразитоидов.

Так, для проверки предположения о связи зараженности семьи с плотностью гнездования мы проанализировали различия в интенсивности заражения паразитоидами гнезд в 34 скоплениях с разными параметрами плотности. Пространственная организация поселений *P. nimpha* отличалась некоторой упорядоченностью. Гнезда на территории заповедника располагались в скоплениях и поодиночке. Размещение гнезд ос в пределах участков обитания было оценено как агрегированное, поскольку коэффициент агрегации Кларка и Эванса *R* был близок к нулю (0.2, 0.3 и 0.19 по годам соответственно). Годовых различий по значениям дистанций между гнездами и по числу гнезд на площадках 3 × 3, 5 × 5, 10 × 10 и 15 × 15 м. не найдено. Однако в целом плотности отдельных скоплений и дистанции между гнездами сильно варьировали, что могло оказывать влияние на поисковое поведение паразитоидов. Как оказалось, в некоторых (хотя и не во всех) скоплениях, чем ближе расположены семьи друг к другу и чем больше их на площадке 10 × 10 м, тем выше как абсолютное число ячей в гнезде, содержащих зараженный расплод ($-0.57 < r_s < -0.73$; $0.01 < p < 0.05$), так и доля таких ячей, т.е. зараженность семьи ($-0.36 < r_s < -0.82$; $0.01 < p < 0.05$). По данным 2009 г., чем выше скученность гнезд на площадках 10 × 10 м, тем сильнее зараженность как отдельных семей ($r_s = 0.39$; $p < 0.01$), так и всего поселения ($r_s = 0.40$; $p < 0.05$). Таким образом, некоторая связь параметров заражения семьи с ее пространственными характеристиками прослеживается, но она имеет нестабильный характер.

Продуктивность семей. Сравнение семей, зараженных и незараженных 1-й генерацией паразитоида, показывает статистически значимые различия между этими двумя выборками прежде всего по числу имаго, которые потенциально могли быть выращены в семье (Рис. 2). Этот параметр (потенциальное число имаго, ПЧИ) представляет собой сумму числа рабочих и самцов, вышедших из куколок, и числа ячей с паразитоидами. Число мекониев в гнезде было бы более точным показателем размеров семьи, однако при этом не-

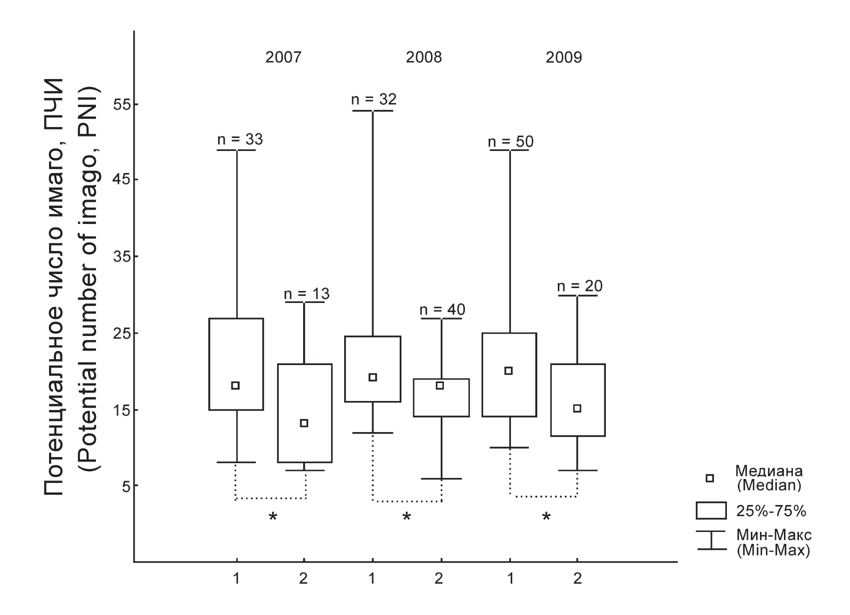


Рис. 2. Потенциальное число имаго в семьях *P. nimpha*. Категории семей: 1 – зараженные и 2 – незараженные.

Тест Манна–Уитни: * – $p < 0.05$.

Fig. 2. Potential imago number in *P. nimpha* colonies. Colony categories: 1 – parasitized and 2 – non-parasitized.

Mann–Whitney U test: * – $p < 0.05$.

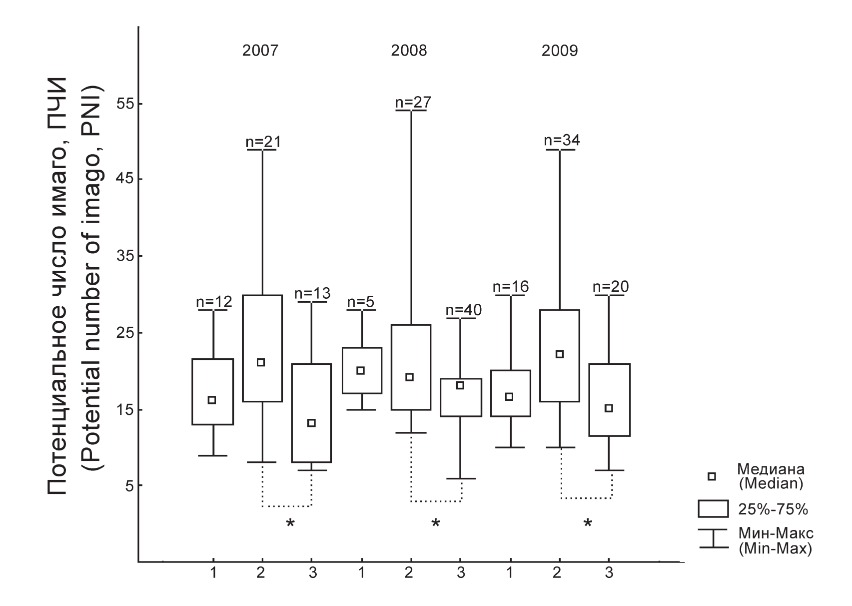


Рис. 3. Потенциальное число имаго в семьях *P. nimpha*. Категории семей: 1 – зараженные на 5 и более %; 2 – зараженные менее 5%; 3 – незараженные.

Тест Крускала–Уоллиса по годам соответственно: $H = 6.5$, $p < 0.05$; $H = 6.2$, $p < 0.05$ и $H = 8.2$, $p < 0.05$. Множественное сравнение по критерию Данна: * – $p < 0.05$.

Fig. 3. Potential imago number in *P. nimpha* colonies. Colony categories: 1 – parasitized up to 5 or more %; 2 – parasitized up to less than 5%; 3 – non-parasitized.

Kruscal–Wallace test by years respectively: $H = 6.5$, $p < 0.05$; $H = 6.2$, $p < 0.05$ and $H = 8.2$, $p < 0.05$. Multiple comparison according to the Dunn's test: * – $p < 0.05$.

возможно сохранить семьи живыми. Поскольку незараженные семьи из всех выборок уступали по ПЧИ зараженным семьям, то можно утверждать, что паразитоиды выбирали наиболее крупные семьи. Дополнительное свидетельство выбора паразитоидом более крупных по продуктивности семей хозяина на более поздних этапах их сезонного развития прослеживается и при выделении внутри категории зараженных семей 2 групп (сильно зараженные – в гнездах 5% и более ячей с *L. argiolus* – и слабо зараженные – менее 5% ячей с *L. argiolus*). Ежегодно незараженные семьи были в среднем мельче слабо зараженных по ПЧИ (Рис. 3), а в 2008 г. (Рис. 4D) и в 2009 г. (Рис. 4B) – еще по числу личинок старших возрастов и по числу рабочих соответственно.

Зараженность семьи существенно влияет на ее продуктивность. Так, в 2007 и 2009 гг. сильно

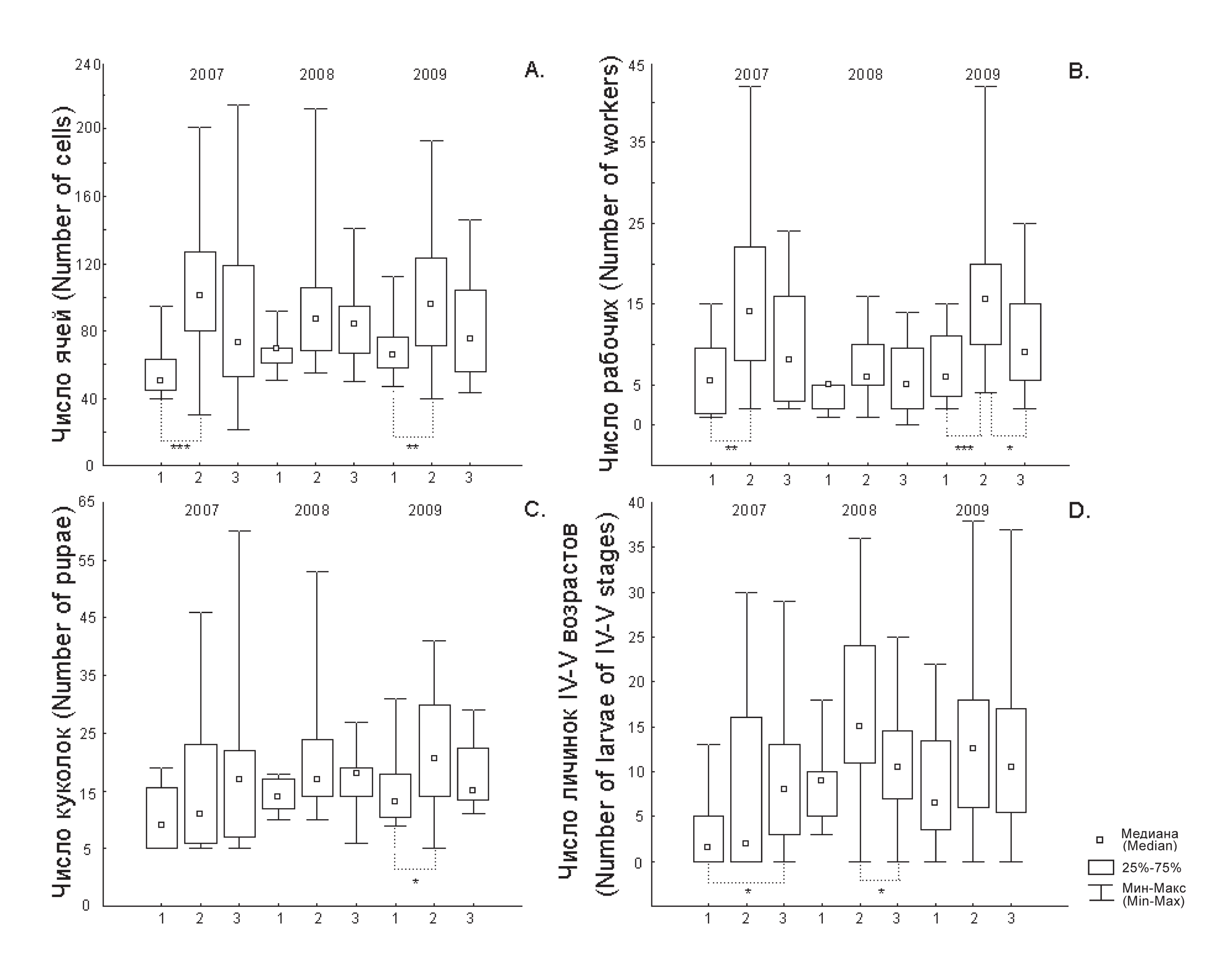


Рис. 4. Показатели продуктивности семей *P. nimpha* в 2007–2009 гг. Категории семей и размеры выборок такие же, как на рис. 3.

Тест Крускала–Уоллиса по годам соответственно: (A) размеры гнезда (число ячей): H = 9.7, $p < 0.01$; H = 4.3, $p > 0.05$ и H = 7.9; $p < 0.05$; (B) число рабочих: H = 9.5, $p < 0.01$; H = 4.2, $p > 0.05$ и H = 13.9, $p < 0.01$; (C) число куколок: H = 3.7, $p > 0.05$; H = 2.9, $p > 0.05$ и H = 9.2, p = 0.01; (D) число личинок IV и V возрастов: H = 4.5, $p > 0.05$; H = 9.4, $p < 0.01$ и H = 2.7, $p > 0.05$. Множественное сравнение по критерию Данна: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$.

Fig. 4. *P. nimpha* colony productivity indices in 2007–2009. Colony categories and sample sizes are the same as in Fig 3.

Kruscal–Wallice test by the years respectively: (A) nest size (the number of cells): H = 9.7, $p < 0.01$; H = 4.3, $p > 0.05$ and H = 7.9; $p < 0.05$; (B) the number of workers: H = 9.5, $p < 0.01$; H = 4.2, $p > 0.05$ and H = 13.9, $p < 0.01$; (C) the number of pupae : H = 3.7, $p > 0.05$; H = 2.9, $p > 0.05$ and H = 9.2, p = 0.01; (D) the number of IV–V-stage larvae: H = 4.5, $p > 0.05$; H = 9.4, $p < 0.01$ and H = 2.7, $p > 0.05$. Multiple comparison according to the Dunn's test: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$ and *** – $p < 0.001$.

зараженные семьи уступали слабо зараженным по числу ячей и рабочих (Рис. 4A, B), а в 2009 г., кроме того, и по числу куколок (Рис. 4C). В 2007 г. сильно зараженные семьи уступали незараженным по числу личинок старших возрастов (Рис. 4D).

Число сильно зараженных семей составило 12 (36.4% из 33), 5 (12.2%, из 41) и 16 (28.1% из 57) по годам соответственно. Следует отметить неоднородный состав этой группы. Во-первых, это семьи, зараженные до выхода рабочих, точнее до окукливания первой когорты личинок, когда число пригодных для заражения личинок IV и V возрастов невелико (в среднем бывают заражены 3 личинки, максимально – 5). При этом нет условий для проявления функциональной реакции паразитоида, но, с другой стороны, именно высокая зараженность на этой стадии в наибольшей степени сказывается на дальнейшем развитии се-

мьи. Продуктивность таких семей впоследствии была заметно снижена из-за недостатка первых рабочих (Рис. 4A–D). В эту группу попадают также семьи, зараженные в более поздние сроки (после выхода рабочих) и содержащие в среднем 8 (максимально 14) ячей с паразитоидом. Высокая зараженность семьи в таком случае может быть результатом как функциональной, так и численной реакции паразитоида.

Следует отметить, что возрастание числа и доли семей, зараженных до выхода рабочих, отмечалось в 2007 и 2009 гг. (8 и 3 семьи по годам соответственно) на фоне повышения численности как хозяина, так и паразитоида.

В 2007 г. этому также могло способствовать менее интенсивное развитие семей из-за холодных погодных условий первой декады мая.

Ячейки со следами пребывания паразитоида найдены и среди брошенных гнезд 2007 и 2009 гг. (в каждом году по три гнезда).

ОБСУЖДЕНИЕ

Стимулирующее влияние плотности популяции хозяина на активность паразитоидов подробно исследовано у многих насекомых (Викторов 1976; Гурьянова 1978, 1984; Hassell 1966, 2000; Hassell and Waage 1984; Reznik and Umarova 1991; Comins et al. 1992). При этом исследователи сходятся на том, что основная причина роста зараженности связана с повышением численности паразитоидов в местах скопления хозяина. Наблюдаемое в нашем случае увеличение зараженности с ростом плотности гнездования хозяина может быть результатом как индивидуального, так и численного компонентов. Рассмотрим различия в зараженности семей с разными пространственно-временными показателями и попробуем определить поведенческие механизмы взаимоотношений у паразитоидов с осой-хозяином.

Судя по результатам проведенного анализа, самки *L. argiolus* концентрируют свою поисковую активность на участках с высокой скученностью семей хозяина, распределяясь в зависимости от размеров гнезд. К заражению хозяина паразитоиды (на фоне их относительного обилия) приступают в более ранние сроки, подчас до выхода рабочих. У семей, зараженных до выхода рабочих, оказываются в дальнейшем самые мелкие гнезда в популяции и существенно снижена продуктивность.

Различия в продуктивности семей, зараженных в разной степени, несомненно, указывают на наличие регулирующего воздействия паразитоида. Это воздействие может зависеть от сроков заражения и активности паразитоидов в семьях. Влияние сроков опосредовано межгенерационной численной реакцией паразитоида (высокая относительная численность паразитоида сопровождается и более ранним его проникновением в семью хозяина).

В отдельных случаях эти механизмы переплетаются.

Такие же по эффекту случаи заражения 1-й генерацией *L. argiolus* в более ранние сроки сезонного развития семей хозяина отмечались нами у *P. dominula* в Херсонской обл. на чердаках и в отдельных поселениях *P. gallicus* (L.) на растениях, а также у *P. nimpha* в окрестностях Луганска (Русина 2010а; Русина и Шиян-Глотова 2007). К заражению семей до выхода рабочих могут приводить также сдвиги начала гнездования (и последующих фаз) на более поздние сроки из-за специфичных погодных условий в период основания семьи (Русина 2008).

Следует отметить, что заражение семей до выхода рабочих может оказаться весьма опасным для потомства паразитоида, поскольку в этом случае выживание семьи хозяина напрямую определяется жизнью самки-основательницы. После ее гибели в течение суток расплод хозяина вместе с потомством паразитоида растаскивается муравьями (Русина 2010б).

Вместе с тем, чем больше по размерам были семьи и чем ближе располагались семьи в скоплениях, тем больше в них было расплода, зараженного *L. argiolus*. Последнее может отчасти рассматриваться как проявление у этого вида паразитоида функциональной реакции на повышение числа личинок хозяина в гнезде, подобное той, которая известна у паразитоидов одиночных насекомых, проводящих больше времени в местах скоплений семей хозяина и откладывающих там больше яиц (Гурьянова 1978; Хорхордин 1975; Ruberson et al. 1991). Однако более точная оценка роли функциональной и численной реакции *L. argiolus* требует выяснения, сколько самок участвует в заражении одной семьи.

Сравнивая поведение паразитоидов общественных ос-полистов с таковым у паразитоидов одиночных насекомых, с одной стороны, можно

отметить явное сходство. В частности, прослеживается поведенческая реакция паразитоидов на плотность популяции хозяина; при этом регуляция его численности проявляется при малых плотностях последнего (Викторов 1976). Однако специфика структуры популяции ос-полистов как общественных насекомых, когда основной единицей выступает не особь, а семья, накладывает отпечаток на характер этих зависимостей. Так, поведенческая реакция паразитоидов выражается в выборе крупных семей хозяина. Не менее важно отметить, что фактор плотности популяции хозяина оказывается опосредованным не только неравномерностью темпов развития семей и их пространственным размещением, но и временным (сезонным) аспектом их развития. Низкая плотность популяции хозяина, при которой паразитоид регулирует численность осы, соответствует определенной фазе развития семей в сезоне, а именно – фазе до выхода рабочих. В целом складывается картина таких взаимоотношений «паразитоид–хозяин», в которой пространственный и временной аспекты тесно переплетаются.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность студентам Херсонского государственного университета М. Богуцкому и А. Гулак за помощь в сборе материала, а также дирекции и сотрудникам Луганского природного заповедника за предоставленную возможность и содействие в проведении исследования. Я искренне благодарю д.б.н. Г.М. Длусского, д.б.н. С.Я. Резника и д.б.н. А.П. Расницына за ценные замечания при обсуждении результатов и работе над рукописью.

ЛИТЕРАТУРА

Викторов Г.А. 1975. Динамика численности животных и управление ею. *Зоологический журнал*, **54**(6): 804–821.

Викторов Г.А. 1976. Экология паразитов-энтомофагов. Наука, Москва, 152 с.

Гланц С. 1999. Медико-биологическая статистика. Практика, Москва, 459 с.

Гурьянова Т.М. 1978. Поведенческие реакции *Exenterus abruptorius* (Hymenoptera: Ichneumonidae) на плотность популяции рыжего соснового пилильщика в эксперименте. *Зоологический журнал*, **58**(10): 1511–1518.

Гурьянова Т.М. 1984. Поведенческие механизмы взаимоотношений у паразитов-энтомофагов с хозяевами и регуляция численности насекомых. В кн.: Б.П. Мантейфель и А.А. Захаров (Ред.). Поведение насекомых. Наука, Москва: 95–118.

Русина Л.Ю. 2006. Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья. Издательство Херсонского государственного университета, Херсон, 200 с.

Русина Л.Ю. 2008. Реакция паразитоидов бумажной осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) на распределение хозяина. *Энтомологическое обозрение*, **87**(3): 514–536.

Русина Л.Ю. 2009. Структурно-фукциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae). *Труды Русского энтомологического общества*, **79**: 1–217.

Русина Л.Ю. 2010а. Самоорганизация популяций у ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Энтомологическое обозрение*, **89**(2): 295–319.

Русина Л.Ю. 2010б. Некоторые аспекты взаимоотношений муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae). *Зоологический журнал*, **89**(12): 1520–1530.

Русина Л.Ю. и Шиян-Глотова А.В. 2007. Осы-полисты в окрестностях г. Луганска, *Природничий альманах*, **9:** 154–164.

Хорхордин Е.Г. 1975. Реакция естественной популяции *Pleolophus bazisonus* (Hymenoptera, Ichneumonidae) на распределение его хозяина – рыжего соснового пилильщика. *Зоологический журнал*, **54**(6): 952–961.

Хорхордин Е.Г. 1977. Основные концепции и подходы к изучению реакций энтомофагов на плотность вредителей. *Успехи современной биологии*, **84**(2): 305–314.

Clark P.J. and Evans F.C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology*, **35**(4): 445–453.

Comins H.N., Hassel M.P. and May R.M. 1992. The spatial dynamics of host parasitoids system. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 735–748.

Gumovsky A., Rusina L. and Firman L. 2007. Bionomics, morphological and molecular characterisation of *Elasmus schmitti* and *Baryscapus elasmi* (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae), parasitoids associated with a paper wasp, *Polistes dominulus* (Vespoidea, Vespidae). *Entomological Science*, **10**: 21–34.

Hassell M.P. 1966. Evaluation of parasite and predator responses. *Journal of Animal Ecology*, **35**(1): 65–75.

Hassell M.P. 2000. Host–parasitoid population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 534–566.

Hassell M.P. and May R.M. 1974. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology*, **43**: 567–594.

Hassell M.P. and Waage J.K. 1984. Host–parasitoid population interactions. *Annual Review of Entomology*, **29**: 89–114.

Keeping M.G. and Crewe R.M. 1983. Parasitoids, commensals and colony size in nests of *Belonogaster* (Hymenoptera: Vespidae). *Entomological Society of Southern Africa*, **46**(2): 309–323.

Lloyd M. 1967. Mean crowding. *Journal of Animal Ecology*, **36**: 1–30.

Lutz G.G., Strassmann J.E. and Hughes C.R. 1984. Nest defense by the social wasps, *Polistes exclamans* and *P. instabilis* (Hymenoptera: Vespidae) against the parasitoid *Elasmus polistis* (Hym.: Chalcidoidea: Eulophidae). *Entomological News*, **95**(2): 47–50.

Makino S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae). *Kontyu*, **51**(3): 426–434.

Makino S. 1989. Losses of workers and reproductives in colonies of the paper wasp *Polistes riparius* (Hymenoptera, Vespidae) due to the parasitic wasp *Latibulus* sp. *Researches on Population Ecology*, **31**(1): 1–10.

Makino S. and Sayama K. 1994. Bionomics of *Elasmus japonicus* (Hymenoptera, Elasmidae), a parasitoid of a paper wasp, *Polistes snelleni* (Hymenoptera, Vespidae). *Japanese Journal of Entomology*, **62**(2): 377–383.

May R.M. and McLean A.R. 2007. Theoretical ecology: Principles and applications. Oxford University Press, Oxford, 257 p.

Morrison G. and Strong D.R.Jr. 1981. Spatial variation in egg density and the intensity of parasitizm in neotropical Chrysomelid (Cephaloleia consanguinea). *Ecological Entomology*, **6**: 55–61.

Reznik S.Ya. and Umarova T.Ya. 1991. Host population density influence on host acceptance in *Trichogramma*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **58**: 49–54.

Ruberson J.R., Tauber M.J., Tauber C.A. and Gollands B. 1991. Parasitization by *Edovum puttleri* (Hymenoptera: Eulopidae) in relation to host density in the field. *Ecological Entomology*, **16**: 81–89.

Solomon M.G. 1964. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, **49**(18): 1–35.

Strassmann J.E. 1981. Parasitoids, predators, and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans*. *Ecology*, **62**(5): 1225–1233.

Представлена 10 января 2010; принята 15 января 2011.